ПАРАЗИТОЛОГИЯ, IX, 1, 1975

УДК 576.895.122

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ КЛАССА ТРЕМАТОД И ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ[1]

И. Е. Быховская-Павловская и Т. А. Гинецинская

Зоологический институт АН СССР и Кафедра зоологии
беспозвоночных Ленинградского государственного университета

В статье показаны современные направления и состояние изученности класса трематод у нас и за рубежом и намечены основные задачи их дальнейших исследований.

Трематоды являются одним из важнейших (по числу видов, широте распространения и практическому значению) классов плоских паразитических червей. Особенности их организации указывают на филогенетическую близость к прямокишечным турбелляриям *Rhabdocoela*. От остальных классов типа трематоды отличаются характером жизненного цикла, протекающего не только со сменой хозяев, но и с чередованием поколений. Гермафродитное поколение трематод (марита) приурочено к позвоночным всех классов; однако в литературе отмечены два случая нахождения половозрелых трематод в беспозвоночных хозяевах. Фримэн и Левелин (Freeman a. Llewellyn, 1958) описали вид *Proctoeces subtenuis* из пластинчатожаберного моллюска, продуцирующий яйца с активными эмбрионами. Демшин (1968) обнаружил большое количество взрослых червей в кишечнике ложноконских пиявок *Haemopis sanguisuga*, добытых в оз. Ханка. Он отнес их к новому виду, роду и подсемейству (сем. *Lecithodendriidae*) — *Hirudineatrema oschmarini*. Трематоды могут локализоваться во всех органах и тканях хозяина, обнаруживая при этом черты узкой специализации, выражающиеся в морфологических и физиологических адаптациях к местам обитания (например, степень развития органов прикрепления, характер обмена, ферментных систем и др.).

Партеногенетические поколения (редии и спороцисты) приурочены практически только к моллюскам, что дает право считать последних наиболее древними хозяевами трематод. Известны лишь три вида, церкарии которых развиваются в целоме седентарных, живущих в трубках, полихет (Cercaria loossi, C. hartmanae и C. amphicteis). Взрослые формы их не выявлены (Margolis, 1971). Свободные, расселительные личинки (мирацидии и церкарии) характеризуются наличием ряда ценогенезов, обеспечивающих возможность существования их во внешней среде и заражение животных-хозяев.

Жизненные циклы трематод проходят с участием одного, двух, трех или четырех хозяев. Наиболее примитивным следует считать цикл развития фасциолоидного типа (с личинкой-адолескарией, которая инцистируется во внешней среде). Эволюция жизненных циклов трематод первоначально шла, по-видимому, по пути их усложнения (появление второго промежуточного хозяина и резервуарного), а затем по пути вторичного упрощения, нередко связанного с явлением прогенеза. Крайним выражением этого пути эволюции следует считать появление таких видов трематод, как *Paralepoderma progenetica*, *Proterometra dickermani* и ряда других, цикл развития которых осуществляется с чередованием поколений, но без смены хозяев (единственный хозяин моллюск). У *Microphallidae* прогенез имеет место во втором промежуточном хозяине. Вторичный характер таких укороченных жизненных циклов можно определить по ряду признаков, которые могут служить показателями длительной эволюции (например, выпадение свободных личиночных фаз), а также сравнением с жизненными циклами близких видов, нередко протекающими по обычной для трематод схеме (например, у видов рода *Paralepoderma*).

---

[1] Доклад на XI Совещании по Паразитологическим проблемам, 12—15 декабря 1973 г.

История классификации трематод прошла ряд этапов: от примитивного группирования их по единственному признаку — морфологии прикрепительного аппарата до систематических построений с привлечением данных по развитию и экологии червей (Dujardin, 1845; v. Beneden, 1858; Monticelli, 1888; Braun, 1893; Looss, 1899; Lühe, 1909; Odhner, 1911—1913; Poche, 1925; La Rue, 1926—1957; Faust, 1929—1932; Dubois, 1929; Быховский, 1937; Скрябин и Шульц, 1937; Yamaguti, 1958—1971; Odening, 1960; Скрябин и Гушанская, 1962, и многие другие). Однако до сих пор система трематод не может быть признана удовлетворительной, несмотря на то что для ряда крупных групп (в пределах класса) она достаточно глубоко разработана на рациональных основах; например, система отряда *Strigeata* (Судариков, 1959—1961), подотряда *Dicrocoeliata* (Панин, 1971), семейства *Microphallidae* (Белопольская, 1963). Единой системы трематод до сих пор нет. Подклассы, надотряды, отряды трактуются по-разному. Так, число отрядов по Шульцу и Гвоздеву (1970) — 3, по Бэру и Жуайе (Baer et Joyeux, 1961) — 5, по Оденингу (Odening, 1960—1963) — 12, по Травассосу с соавторами (Travassos, Teixeira de Freitas et Kohn, 1969) — 14. Различные составы подклассов предлагают Скрябин и Гушанская (1962): *Prosostomatidea*, *Bucephalididea*, *Aspidogastridea*; Ля Рю (La Rue, 1957): *Digenea*, *Aspidogastrea*, *Didymozoidea*; Оденинг (Odening, 1960): *Aspidogastrea*, *Digenea*, *Monogenoidea*. Неясно систематическое положение одной из крупнейших групп трематод *Didimozoidae*, которая считается то семейством в подотряде *Hemiurata* отряда *Opisthorchiida* (La Rue, 1957), то подотрядом в отряде *Fasciolida* (Шульц и Гвоздев, 1970), то подклассом трематод (Baer et Joyeux, 1961).

Все еще нет единого мнения о систематическом положении аспидогастрид, которые многими рассматриваются как один из подклассов трематод. Между тем особенности жизненного цикла аспидогастрид, а именно отсутствие гетерогонии безусловно несовместимы с основной характеристикой трематод. Глубокие отличия *Aspidogastrea* от остальных трематод были впервые отмечены Фаустом и Тангом (Faust and Tang, 1936), которые выделили их в особый подкласс наравне с *Monogenea* и *Digenea*. Принадлежность аспидогастрид к отдельному классу предположил Ля Рю (La Rue, 1957). На основании изучения морфологии, биологии и жизненных циклов представителей рода *Aspidogaster* Тимофеева (1972) подтверждает самостоятельность группы *Aspidogastrea* как класса, связанного с трематодами лишь общностью происхождения. Мы также присоединяемся к этому мнению.

В системах трематод нередки излишне дробные таксономические категории, не отражающие действительной степени самостоятельности той или иной группы. Отсюда и непрерывные перемещения разными авторами множества видов из одного рода в другой. Многие роды, едва появившись в литературе, попадают в синонимы других родовых групп. Разногласия по вопросам оценки таксонов, характеристики, положения, объема и соподчинения групп вызываются как субъективизмом авторов, так и принципиальными различиями во взглядах на методологию систематики как науки (Парамонов, 1957; Rühm, 1956). Одним из основных недостатков современной систематики трематод является наличие двух отдельных классификаций для взрослых червей и их личинок. Большинство авторов базируется исключительно на морфологии марит. Церкарии же были описаны впервые, как самостоятельные организмы (их первоначальные родовые названия «Cercaria» и «Redia» — современные наименования фаз развития), и для них была создана своя система, основанная также на чисто внешних признаках. При попытке определения систематического положения церкарий и метацеркарий исследователи в основном пользуются классификацией, созданной для личиночных родов. Система же личиночных родов не совпадает с таковой марит, поскольку личиночные виды и роды очень часто объединяют в себе целые группы взрослых форм. Обе системы давно следует привести в соответствие, но пока имеется лишь одна серьезная попытка в этом отношении — система Ля Рю (La Rue, 1957), принятая Бэром и Жуайе (Baer et Joyeux, 1961). Это был первый шаг по пути построения естественной системы трематод. Впервые при их классификации были приняты во внимание, кроме общей морфологии, мариты, морфологические особенности стадий развития и тонкое строение выделительной системы личинок и марит. Ля Рю прежде всего установил 2 надотряда по признаку строения выделительного пузыря — «*Epitheliocystidia*» и «*Anepitheliocystidia*». Однако Поуелл (Powell, 1972, 1973), изучив ультратонкое строение выделительного пузыря церкарий *Ochetosoma aniarum* и *Schistosoma mansoni*, высказал сомнение в правомерности такого подразделения. Исследования показали, что эпителий выделительного пузыря этих церкарий не связан в своем происхождении с мезодермой, как это считалось до сих пор характерным для всех церкарий группы *Epitheliocystidia*, к которой относят и род *Ochetosoma*. Автор полагает, что развитие мочевого пузыря других церкарий этой группы идет так же, как и у *O. aniarum* и подвергает сомнению точность исследований по развитию экскреторной системы церкарий, положенных Ля Рю в основу подразделения всех трематод на указанные подотряды. Эпителий, выстилающий стенки мочевого пузыря зрелых церкарий *O. aniarum*, представляет собой синцитий и имеет явно железистый характер. На ранних стадиях развития церкарий эти особенности еще не выражены. Что касается церкарии *Schistosoma mansoni*, относящейся к группе «*Anepitheliocystidia*», то эпителиальная выстилка их выделительного пузыря, не видимая в световом микроскопе, была обнаружена автором при применении электронного микроскопа. Для окончательного решения вопроса следует продолжить эти исследования и на других церкариях.

Ля Рю установил категории выше подсемейств и показал, что ряд признаков, игравших важную роль в систематике трематод, имеет конвергентный характер (например, отсутствие брюшной присоски). Предпосылки у Ля Рю к обоснованию новой системы были хорошие, а именно применение возможно больше признаков личиночных стадий и выделительной системы как наиболее консервативной. Однако этот принцип не был выдержан автором до конца и решающим критерием стало только строение хвоста церкарий. Хвост же является как раз тем органом, который подвержен многочисленным изменениям, приспособляясь к условиям среды, которые могут резко разниться в течение цикла развития, причем возникают конвергентные образования. Так, личинки типа Cercaria ornata, характеризующиеся наличием на хвосте плавательной мембраны, встречаются в разных семействах трематод (*Plagiorchiidae*, *Brachycoelidae*, *Haematolechidae*). Только на основании сходства личиночных структур (в частности, строения хвоста церкарий, гомологий в строении выделительной системы и наличия двух протонефридиев у мирацидиев шистозом и стригеат) в один отряд объединены такие далекие друг от друга группы, как *Schistosomatata*, *Strigeata* и *Bucephalata*. Однако, несмотря на ряд недостатков, вызванных формальным подходом к оценке значимости отдельных признаков, система Ля Рю заслуживает внимания и может быть использована как отправной пункт для новых систематических построений.

Существенный интерес представляет классификация трематод Оденинга (Odening, 1960—1963), который делит подкласс *Digenea* по типу партенитной генерации, производящей церкарий, на две крупные ветви, стоящие в ранге подклассов: «*Sporocystoinei*» и «*Redioinei*». Впервые Лебур

(Lebour, 1912) предложила использовать как главный принцип классификации церкарий происхождение их из спороцист или редий.

Мы полагаем, что при построении естественной системы, признавая всецело большое значение характеров цикла развития, следует избегать использования критериев признаков, носящих конвергентный характер. Отсюда мы не можем признать удачным систематическое деление трематод на «редиоидных» и «спороцистоидных», поскольку замена редий дочерними спороцистами в филогенезе происходит независимо в разных систематических группах. Это деление далеко не отражает филогенетические связи (хотя наличие редий в цикле указывает на большую древность группы). Так, по системе Оденинга отряды *Opisthorchiida* и *Plagiorchiida* стоят в разных подподклассах трематод, между тем отчетливое сходство в строении описторхидных и плагиорхидных мирацидиев (Добровольский, 1965) указывает на филогенетическую близость обоих отрядов, в настоящее время обособившихся. Не принимая предлагаемого Оденингом деления трематод на подклассы [2] и деления «*Digenea*» на подподклассы *Redioinei* и *Sporocystoinei*, мы в основном согласны с установленным им составом отрядов. Предложенная им оценка отрядов (как хорошо отграниченных определенных групп) имеет большое теоретическое значение, так как освобождает, несомненно, единые группы от неоправданно гипотетических связей. Так, из охватывающего почти всех трематод гетерогенного отряда *Fasciolidida* Skrjabin et Guschanskaja, 1962 высвободился ряд самостоятельных отрядов (*Plagiorchiida*, *Allocreadiida*, *Paramphistomatida* и др.). Распалось и крайне искусственное объединение в отряде *Strigeatoidea* La Rue, 1957 таких далеких друг от друга групп, как *Schistosomatidae*, *Azygiidae*, *Brachylaemidae* и *Bucephalidae*, каждая из которых представляет самостоятельный отряд, однородную группу с промежуточными категориями.

Крупнейший трематодолог нашего времени Ямагути в своей уникальной сводке «Synopsis of digenetic trematodes of Vertebrates» (Yamaguti, 1971) распределяет трематод прежде всего по классам хозяев и по местам их локализации в хозяине. Такая классификация оправдывается назначением сводки как пособия для определения материалов и имеет чисто рабочее значение. Пытаясь распределить многочисленные семейства трематод соответственно их филогенетическим взаимоотношениям с учетом данных истории развития, Ямагути столкнулся с огромным числом сложных биологических черт в каждой группе — результатом конвергенций и дивергенций в морфологии как взрослых трематод, так и фаз их развития. В связи с недостаточностью данных о жизненных циклах и фазах онтогенеза автор соглашается со Стункардом (Stunkard, 1946) в том, что для классификации наиболее важна морфология марит и что на современном этапе мы неизбежно должны довольствоваться классической систематикой, основанной на морфологии взрослых форм. В какой-то мере это может быть и верно, если принять во внимание, что марита является завершающим звеном онтогенеза и именно с этой фазой мы обычно имеем дело при определении. Однако во многих случаях очевидна недостаточность систематических критериев и следует углубить поиски новых признаков и их комплексов, ценных в систематическом отношении. Ямагути не принимает классификаций таксонов выше семейства, предлагаемых Ля Рю, Оденингом и Травассосом, считая, что этими авторами оставлена без внимания очень большая часть групп трематод (например, *Didymozoidea* — группа более чем в 70 родов и около 180 видов) и что построения ими крупных таксонов основаны на весьма ограниченном материале.

В основе классификации трематод в упомянутой сводке лежат в первую очередь признаки, связанные с половой и выделительной системами. Особенности строения последней являются хорошими систематическими признаками, особенно для крупных таксонов. К сожалению, большинство предыдущих исследователей не давали анатомии терминальных частей полового аппарата и овариального комплекса, в частности Лауреровою канала. Вероятно, это объясняется микроскопированием, без применения иммерсионных линз, что необходимо для изучения этих структур. Многие авторы пренебрегают признаками формы и длины выделительного пузыря у видов ряда семейств (*Lepocreadiidae*, *Opecoeliidae*, *Monorchiidae* и др.). Между тем у одних видов трематод главные собирательные выделительные сосуды поднимаются от боковых сторон длинного, трубковидного, у других отходят от апикального конца короткого, мешковидного пузыря. По этому константному показателю Ямагути различает подроды в пределах родовых групп. В то же время признаки органов прикрепления, которые раньше считались решающими в систематике, утратили свое абсолютное значение и применяются как дополнительные (так же, как и ряд других) в общей характеристике групп. Топография органов и расположение брюшной присоски в большой степени зависят от развития половой системы и, следовательно, имеют подчиненное значение.

---

[2] Мы принимаем деление класса трематод на 2 подкласса: *Bucephalidea* Skrjabin et Guschanskaja, 1962 и *Prosostomidea* Skrjabin et Guschanskaja, 1962.

Важна в систематике и локализация трематод в организме хозяина, поскольку переход к паразитированию в новых органах (с иными биохимическими и биофизическими условиями) влечет за собой возникновение новой филогенетической ветви, в пределах данной группы, связанное с морфологическими перестройками (такими, как например усиление или редукция прикрепительного аппарата). Так в сем. *Echinostomatidae* (в основном кишечных паразитов) выделились подсемейства *Pegosomatinae* — паразиты печени птиц, *Nephroechinostomatinae* — паразиты мочевых каналец, строго адаптированные к местам своего обитания. Для систематики ряда групп значение имеет принадлежность к тому или иному классу (или другому таксону) хозяев. Так, в отряде *Schistosmatida* сем. *Ornithobilharziidae* приурочено только к птицам, *Schistosomatidae* — к млекопитающим, *Sanguinicolidae* — к рыбам, *Spirorchidae* — к рептилиям. В отр. *Strigeidida* сем. *Strigeidae* — только у птиц, *Alariidae* — у млекопитающих, *Neostrigeidae* — у крокодилов.

Систематик-паразитолог испытывает особенные трудности в установлении признаков-критериев, так как у паразитов, находящихся под сильным воздействием условий среды обитания в том или ином органе, физиологического состояния хозяина, вида хозяина и т. д., по-видимому, гораздо больше адаптивных признаков, чем стабильных, филогенетически консервативных. Парамонов (1957) методом эволюционно-морфологического анализа выявляет три ведущих критерия выяснения «удельного веса» признаков: степень таксономической экстраполяции, различные формы корреляций и координаций, характеризующих диагнозы каждой данной группы видов, формы и направления филогенетических изменений. Несколько проще обстоит дело с диагностическими признаками, поскольку и небольшое число правильно выбранных морфологических признаков может обеспечить верный диагноз. Трудность еще в том, что система должна быть связана органически с экологией, на основе которой строится систематика. Непосредственно же экологию с морфологией сопоставить далеко не всегда удается, их по существу связывает функциональная морфология. Низшие же таксоны (виды, подвиды) строятся в основном на признаках, значение которых неизвестно.

Все же можно наметить ряд признаков для распознавания родов трематод на разных фазах онтогенеза. Так, для церкарий — это часто формула мерцательных клеток выделительной системы (например, в пределах *Strigeidae* и *Diplostomatidae*), число и расположение сенсорных органов (хотя иногда это признаки семейства, например для *Plagiorchiidae*), расположение и число желез проникновения. Для метацеркарий — признаки, во многом общие с таковыми марит; так, для метацеркарий эхиностоматид: характер вооружения тела и адорального воротничка, форма тела, степень развития ротовой присоски; для метацеркарий стригеат: форма обоих сегментов тела, наличие и расположение псевдоприсосок, структура органа Брандеса и резервного выделительного пузыря, число и расположение экскреторных гранул, форма выделительного пузыря; для марит: кроме признаков перечисленных для метацеркарий важны форма и взаиморасположение гонад, желточников, матки, положение половой поры, структура половой бурсы и цирруса. Может иметь значение и локализация в теле хозяина. При оценке родовой самостоятельности нельзя базироваться на каком-либо одном, или на очень ограниченном числе признаков, исключительно анатомо-морфологического характера. Сложнее обстоит дело с видовыми критериями. Только морфологическое сходство, как показатель принадлежности особей к одному виду, часто недостаточно и ненадежно прежде всего из-за широкой амплитуды изменчивости признаков. Интересную классификацию типов изменчивости представил Гагарин (1972). Зависимость морфологии трематод от вида животных-хозяев экспериментально доказана Краснолобовой (1964) на ярком примере полиморфного рода *Prosthogonimus*. Следует заметить, что сейчас отсутствует объективное мерило для оценки того, достаточна ли данная степень морфологического различия для разграничения двух видов, а не двух подвидов или разновидностей одного и того же вида. Тем не менее исследования, произведенные на больших сериях видов трематод, позволяют выявить некоторые признаки видового значения. Так, на 500 экз. 25 видов рода *Plagiorchis* от 59 видов хозяев Тимофеева (1963) установила ряд более или менее надежных видовых признаков (соотношение размеров присосок, соотношение размеров брюшной присоски и глотки, взаимное расположение яичника и семенников, протяженность желточников и некоторые другие). Однако и мерные признаки могут быть использованы с большой осторожностью, поскольку даже у взрослых особей по мере созревания рост еще продолжается. Шигин (1965—1968) различает виды метацеркарий диплостоматид по числу и расположению известковых телец в резервной экскреторной системе и выделил 8 видов у рыб Рыбинского водохранилища, после чего гельминтологи стали успешно дифференцировать эту фазу развития, которая раньше почти всегда отмечалась как один вид *Diplostomum spathaceum*. Клименко и Сазонова (1972) показали возможность различать некоторые виды трематод методом дискэлектрофореза в полиакриламидном геле. Из сказанного следует, что при описании новых видов нужно стараться по возможности исходить из всего комплекса морфологических и биологических особенностей разных фаз онтогенеза изучаемых трематод. Большие сложности возникают при установлении видовых критериев свободных личиночных фаз и партеногенетических поколений. В последнем случае определение видов на существующем уровне знаний вообще невозможно. Более или менее точно можно судить о принадлежности редий и спороцист лишь к тому или иному семейству (а иногда и к более высокому рангу). Тоже относится и к мирацидиям, план строения которых отличается удивительным единообразием в пределах крупных систематических подразделений (Добровольский, 1965; Панин, 1972; Dönges, 1973). Одной из первоочередных задач является установление видовых признаков для церкарий. Для этого необходимо проведение экспериментальных работ по расшифровке жизненных циклов трематод близких видов; при этом особое значение имеет тщательное изучение морфологии и биологии церкарий. Возможно, что видовые различия будут проявляться в очень незначительных, трудно улавливаемых признаках (например, вооружение покровов, поза покоя, характер таксисов и т. д.). По данным Шигина (1973), систематическое значение имеет биометрическая обработка церкарий (отношение произведений ширины на длину различных органов).

По последней мировой сводке (Yamaguti, 1971) и с учетом последующих новоописаний класс трематод включает более 7000 видов, более чем 200 семейств. Наибольшее число видов известно из рыб — около 2800, из птиц — около 2400, из млекопитающих — около 1200, из рептилий — около 750, из амфибий — около 400 видов. Трематоды встречаются во всех широтах и климатических зонах земного шара (включая Арктику и Антарктику), и распространение их связано с таковым их окончательных и промежуточных хозяев. Приходится отметить очень большую «засоренность» отдельных групп трематод ложными видами, описания и характеристики которых составлены без учета изменчивости признаков и особенностей развития. Часто при установлении нового вида решающее значение придается приуроченности паразита к тому или иному виду хозяина. Между тем необходимо принимать во внимание и относительный характер специфичности (обусловленный главным образом пищевыми цепями хозяев). Так, мариты рода *Plagiorchis* встречаются у всех позвоночных (за исключением рыб) и большое число видов этого рода было описано только на основании принадлежности к тому или иному хозяину. Между тем у *P. elegans*, *P. fastuosus*, *P. multiglandularis* и *P. laricola* один и тот же вид может развиваться в разных видах, семействах и даже классах позвоночных (Краснолобова, 1971).

Объективным показателем специфичности трематод, как и других гельминтов, является круг хозяев и степень приживаемости паразита в организме хозяина. В пределах даже одного рода можно наблюдать разный уровень специфичности. Так, метацеркарии *Diplostomum foxini* и *D. petromyzoni-fluviatilis* приурочены только к одному виду рыб каждый, тогда как *D. mergi* и *D. spathaceum* распространены гораздо шире. Замечено, что узкой специфичностью отличаются формы, активно заражающие хозяина. Особенно сильно специфичность проявляется к тому хозяину, в котором осуществляется органогенез паразита (например, узкая специфичность метацеркарий сем. *Microphallidae* ко второму промежуточному хозяину, в котором формируются все системы органов червя, и относительно широкая специфичность к окончательному хозяину, в котором только завершается формирование яиц). Очень важно иметь в виду и то влияние, которое может оказывать на морфологию трематод (размеры и форму тела, степень развития половых желез, протяженность и расположение матки и др.) организм хозяина. Большой интерес представляют экспериментальные работы Краснолобовой (1964) по развитию видов *Prosthogonimus* в разных хозяевах. Трансплантация трематод из одних хозяев в другие была осуществлена и на некоторых иных видах: *Philophthalmus hegeneri* (Fried, 1965), *Zygocotyla lunata* (Bacha, 1962), *Gorgoderida* sp. (Goodchild, 1954, 1955). Важно учитывать также возрастные вариации червей, физиологическое состояние их половой системы.

Неоправданные новоописания нередко являются следствием отсутствия единых методов сбора и обработки материала, в первую очередь способов фиксации. Особенно часто это имеет место при описании новых видов церкарий, для изучения которых унификация методов чрезвычайно важна. В описании морфологии церкарий необходима особая тщательность, так как до сих пор неизвестно, какие именно признаки являются видовыми. Только сочетание полных описаний с экспериментальными данными жизненного цикла может выявить видовые критерии церкарий. При новоописаниях церкарий авторы часто отмечают «отсутствие» того или иного органа, тогда как следовало бы писать, что он «не обнаружен». По-разному трактуется «правое» и «левое» положение органов. Метод описания видов трематод, особенно в русской литературе, почти полностью сводился к суммарной характеристике материала без выделения типа и сопровождающих его данных о паратипах; при этом отпадает возможность оценки мерных признаков у отдельных экземпляров. Тип следует обязательно выделять в описании, сопровождая его данными о паратипах. В настоящее время это положение начало выправляться.

Литература по трематодам насчитывает около 12 тысяч названий. Основные мировые сводки — это многотомное издание «Трематоды животных и человека» под ред. акад. К. И. Скрябина (с 1947 г. по настоящее время) и «Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates» (Yamaguti, 1971). Принципиально различные по своему характеру они играют огромную роль в деле изучения класса трематод.

Экспедициями советских гельминтологов охвачены почти все районы страны и собраны богатейшие материалы, в результате обработки которых опубликовано множество статей, ревизий и монографий по трематодам рыб, птиц, млекопитающих, амфибий и рептилий, а также и беспозвоночных Прибалтики, Северных и Центральных областей, Западной и Восточной Сибири, Кавказа, Украины, Крыма, Средне-Азиатских республик, Дальнего Востока и других районов. Детально изучены трематоды — возбудители болезней рыб в естественных и искусственных водоемах. Широко разворачиваются эколого-паразитологические исследования трематод в ряде социалистических стран.

В последние годы направление исследований трематод, как и других гельминтов, заметно изменилось. Фаунистические и морфологические работы уступают место исследованиям по тонкому строению, физиологии, биохимии и гистохимии, содержанию трематод в искусственных средах. В изучении ультраструктуры марит важное значение имели работы Тредгольда (Threadgold, 1963; Threadgold and Irwin, 1970), разрушившие привычные представления о наличии у трематод плотной кутикулы. Было установлено, что их покровы (тегумент) носят цитоплазматический характер и представляют собой один из вариантов, свойственного некоторым турбелляриям, погруженного эпителия. Принципиально такой же тегумент, но несущий на поверхности бесчисленное множество микроворсинок (адаптация к внекишечному пищеварению), был обнаружен и у спороцист (Гинецинская с соавторами, 1966). Имеется уже довольно много работ, касающихся особенностей ультраструктуры спороцист и редий (Rees, 1966; Køie, 1971a, и др.), мирацидиев, церкарий (Pond a. Cable, 1966; Køie, 1973б, и др.).

В изучении морфологии трематод и многих сторон их жизнедеятельности большую роль сыграло включение в арсенал используемых методик гистохимии. Специальное внимание уделяется изучению ферментных систем. У трематод обнаружены фосфатазы, дегидрогеназы, эстеразы и т. д.; особенно важно отметить, что гистохимические методы (в отличие от биохимических, тоже широко применяющихся в настоящее время) позволяют не только констатировать наличие тех или иных ферментов, но и «привязать» их к конкретным органам. Гистохимическое исследование ацетилхолинэстеразы, локализованной в ганглиях и по ходу нервных стволов, оказалось прекрасным методом выявления морфологии нервной системы трематод (Котикова, 1967).

Довольно много исследований посвящается гистохимическому и биохимическому изучению железистых образований трематод главным образом их личиночных стадий. Эти исследования начаты серией работ Круденье (Kruidenier, 1953) и широко развиваются теперь (Dixon, 1965; Zdarska, 1970, 1971; Краснодембский, 1972; Бхутта, 1973; Stirewalt, 1973, и др.). Особенно большое разнообразие одноклеточных желез отмечено у церкарий, относящихся к филогенетически древним, примитивным семействам (*Echinostomatidae*, *Notocotylidae*, *Paramphistomatidae* и др.). В состав секрета их многочисленных цистогенных желез входят кислые и нейтральные мукополисахариды, мукопротеины, белки, окрашивающиеся как эластин, и другие. Этот секрет идет на построение многослойной стенки оболочки цисты метацеркарий. У личинок филогенетически молодых трематод цистогенные железы выражены слабее, но зато большого развития достигают железы проникновения. В состав их секрета (наряду с названными выше соединениями) входят протеолитические ферменты и гиалуронидаза.

Новый комплексный подход к изучению трематод с применением гистологии, гистохимии, биохимии, авторадиографии, электронной микроскопии и культивирования трематод в искусственных средах in vitro позволил выяснить многие особенности, связанные с питанием этих паразитов (Muftic, 1969; Dawes, 1962; Carlisle, 1967; Чубрик, 1971, и др.). Установлено, что в тегументе партенит трематод, паразитирующих в моллюсках, содержатся пищеварительные ферменты, которые выводятся наружу и переваривают прилежащие ткани хозяина (Cheng a. Snyder, 1963; Richards, 1969; Køie, 1971a; Bibby a. Rees, 1971, и др.). Образующиеся при этом моносахара и аминокислоты воспринимаются паразитом непосредственно через покровы, что доказано как биохимически, так и с помощью авторадиографии (Para et al., 1973; Thomas a. Pascoe, 1973). Редии, несмотря на наличие глотки и функционирующего кишечника, тоже способны к «внеорганизменному» пищеварению. Показано (Burton, 1962), что и мариты, имеющие хорошо развитую пищеварительную систему, воспринимают через тегумент экзогенную глюкозу. Серией работ Еразмуса (Erasmus, 1969, и др.) была раскрыта роль представляющегося загадочным органа Брандеса, образования характерного для марит отр. *Strigeata*. В этом органе продуцируются пищеварительные ферменты и происходит всасывание продуктов внекишечного пищеварения через участки снабженного микроворсинками тегумента.

Ряд гистохимических исследований посвящен изучению запасных питательных веществ (гликогена и жира) в теле мирацидиев, редий и спороцист, церкарий, метацеркарий и марит (Cheng, 1963; Гинецинская и Добровольский, 1963; Пальм, 1967; Halton, 1967; Гинецинская с соавторами, 1971, и др.). В названных работах подчеркивается зависимость количества запасов гликогена от локализации паразитов, от характера обмена, соотношения поверхности и объема тела и т. д. У трематод, развитие яиц которых осуществляется во внешней среде, особенно богаты гликогеном желточники, поставляющие энергетические ресурсы для развивающегося эмбриона. Напротив, в тех случаях, когда развитие мирацидиев завершается в матке родительской особи, желточники свободны от гликогена, так как источником питания зародышей становятся запасы углеводов окружающей матку паренхимы. Движение свободных расселительных личинок осуществляется за счет расходования запасов гликогена, локализованных в ресничных эпителиальных клетках мирацидиев и в хвосте церкарий. Гликоген необходим этим личинкам и для внедрения в организм хозяина. С помощью авторадиографии показано, что церкарии, например, расходуют в процессе внедрения около 70% имеющегося в их теле запаса (Para et al., 1970).

Наконец, большое внимание уделяется взаимоотношениям в системе паразит—хозяин, особенно между моллюсками и партенитами (Cheng a. Snyder, 1962; James, 1965; Meuleman, 1972; More a. Halton, 1973, и др.).

В последние годы отчетливо возрос интерес к теоретическим проблемам трематодологии. В ряде работ (Heyneman, 1960; Гинецинская, 1968; Pearson, 1970; Rohde, 1973) рассматриваются вопросы о происхождении и эволюции трематод, о становлении их сложного цикла и причинах полиморфизма поколений. Всеми названными авторами единодушно принимается гипотеза о первичности моллюсков как хозяев трематод. Следует особо выделить первую оригинальную сводку по физиологии трематод Smith'a (1966) и его же работу (1973) по исследованию межповерхностных явлений у плоских паразитических червей. В журнале «Experimental Parasitology» большое внимание уделяется работам по трематодам. Однако огромное большинство исследований, особенно зарубежных авторов, ограничено в основном изучением всего двух видов трематод, которые по праву могут быть названы «лабораторными животными», — это *Fasciola hepatica* и *Schistosoma mansoni*, живые культуры которых содержатся во многих исследовательских центрах.

Глубокому изучению тонкого строения и физиологии гельминтов вообще и трематод в частности способствовало более широкое в последние годы использование электронно-микроскопической техники (в том числе сканирующего микроскопа), фазово-контрастной микроскопии, гистохимии, ауторадиографии и других методик, позволивших лучше связать морфологию и функцию и глубже вникнуть в функциональную морфологию и функциональную биохимию (Красов и Шишова-Касаточкина, 1972). Это направление исследований закономерно и неизбежно, поскольку три стороны единого процесса развития — структура, химизм и функция органически связаны и неразрывны (Крепс, 1965).

В последнее десятилетие больше внимания уделяется изучению циклов развития, фаз онтогенеза, морфологии, гистологии, ультраструктуры, биохимии, физиологии личинок трематод, взаимоотношений их с организмом хозяина.[3] Основные достижения в этой области сведены и теоретически обобщены в монографии «Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция» (Гинецинская, 1968). Результаты перечисленных направлений в изучении трематод будут иметь большое значение для понимания их эволюции и филогении и смогут служить основой для развития новых тенденций в систематике.

В своей эволюции трематоды подчиняются закономерностям, общим для всех паразитических организмов. Основными путями ее являются морфо-физиологический регресс (ведущий к биологическому прогрессу вида), гетерохрония, ускорение всех процессов, связанных с размножением и увеличением численности потомства, тенденция к исчезновению свободных личиночных фаз в онтогенезе и замена их паразитическими. Большую роль играет возникновение ценогенозов, многообразных адаптаций у мирацидиев и церкарий к существованию в свободной среде и проникновению в хозяина. Сравнительно морфологическая оценка разных поколений трематод показывает степень регресса, степень длительности процесса дегенерации и уровень адаптированности той или иной группы трематод к паразитизму. Олигомеризация, поскольку она всегда несет в себе черты прогрессивной эволюции, в ходе регрессивной эволюции трематод не играет существенной роли (примеры ее у марит единичны); однако она отчетливо проявляется у расселительных личинок в уменьшении числа и упорядочивания расположения одноклеточных структур (таких как эпителиальные пластинки и железы вылупления у мирацидиев, сенсилл и желез проникновения у церкарий). Несмотря на недостаточное количество данных, закономерности параллельной эволюции паразитов и их хозяев можно усмотреть и в эволюции трематод. По-видимому, главный путь, ведущий к специализации трематод, заключается в завоевании новых хозяев путем включения в их пищевую цепь животных, зараженных метацеркариями. Этот процесс обусловливается в целом широкой специфичностью трематод. Специализация может происходить в любой фазе онтогенеза, причем в процессе эволюции имеет значение длительность связи паразита с хозяином. Специфические морфо-физиологические адаптации к новым условиям существования у марит появляются с переходом из кишечника (принимая во внимание первичность кишечного паразитизма) к развитию в других органах, причем экологические и морфологические признаки выступают в едином адаптивном комплексе, характеризующем группу видов. Хозяинно-паразитарная специфичность трематод эволюционирует в общем по пути идиоадаптации к существованию в более ограниченной среде.

Из огромного числа известных видов трематод лишь немногие являются паразитами, вызывающими при определенных условиях заболевания человека и животных. Это *Fasciola hepatica* и *F. gigantica*, *Dicrocoelium lanceatum*, *Eurytrema pancreaticum*, *Opisthorchis felineus*, *Clonorchis sinensis*, *Pseudamphistomum trunkatum*, *Paragonimus westermani*, *Metagonimus yokogawai*, *Heterophyes heterophyes*, *Troglotrema salmincola*, *Schistosoma haematobium* и *Sch. japonicum*, *Paramphistomum cervi*, *Metorchis albidus*, *Alaria alata*, *Stichorchis subtriquetrus*, *Prosthogonimus ovatus*, *Tracheophilus sisowi*, *Notocotylus attenuatus*, *Colliriclum faba*. У птиц известны такие заболевания как эхиностоматозы, котилуроз, у рыб — сангвиниколез. Виды, не вызывающие массовых заболеваний в дикой природе, в условиях, измененных человеком, могут оказаться остропатогенными. Степень патогенности трематод и опасность их для хозяина не однозначна и непостоянна, поэтому очень важно изучение условий, при которых паразиты фактически проявляют свою патогенность. Необходимо точное определение и оценка патогенности в каждом отдельном случае. Чрезвычайно важна разработка методов изучения численности трематод на разных уровнях (в организме хозяина и в данном биотопе) и разработка методов прогноза численности и распределения отдельных наиболее опасных видов трематод. Детальная разработка биологических основ патогенеза гельминтозов представлена в интересной работе Шульца и Гвоздева (1973).

---

[3] В ГДР в 1968 г. и во Львове в 1971 г. были проведены специальные симпозиумы, посвященные изучению партенит и личинок трематод, материалы которых изданы.

Каковы же основные задачи дальнейшего изучения класса трематод? В области теории — это в первую очередь разработка естественной системы класса; в практическом плане — изучение разносторонних и глубоких взаимоотношений в системе «паразит—хозяин». Этим и обусловливаются направления более частных задач. В числе последних — необходимость продолжения всех существующих направлений исследования (в том числе и фаунистического за счет оставшихся неисследованных и малоисследованных хозяев, с выработкой такой методики, которая позволила бы следить за происхождением на наших глазах изменений и разбираться в причинах этих процессов), изучение морфо-физиологических и биологических особенностей трематод на всех фазах их жизненного цикла, расшифровка неизвестных жизненных циклов, усиление работ по созданию культур in vitro, продолжение ревизий и систематических разработок отдельных групп трематод на новых основах и создание более совершенных определителей трематод (марит), изучение фауны церкарий и составление сводок по церкариям, выявление видовых критериев для церкарий и создание их определителей. Важнейшей задачей является унификация методов исследования трематод (для взрослых и для личинок).

Пора приступить к изучению трематод на популяционном уровне (и это, несомненно, сложнее, чем с другими гельминтами). Пока имеется еще очень немного попыток в этом отношении. Ромашов (1973) рассматривает популяции специфичных паразитов бобров (в том числе *Stichorchis subtriquestrus*) и определяет внутрипопуляционные единицы гельминтов.

Решение всех поставленных вопросов должно вестись с применением новейших методов и аппаратуры и в экологическом направлении постоянного изучения особенностей внешней среды, и ее влияния на процессы жизнедеятельности трематод, и на взаимоотношения организмов хозяина и паразита, и развития на этой основе научных методов борьбы с патогенными видами.

Литература[4]

Белопольская М. М. 1963. Семейство Microphallidae Travassos, 1920. В кн.: Трематоды животных и человека. Под ред. К. И. Скрябина. Изд. АН СССР, М., 21 : 260—499.

Бхутта М. Ш. 1973. Гистохимическое изучение железистых аппаратов церкарий. Автореф. дисс., Л. : 1—20.

Быховская-Павловская И. Е. 1972. Рец.: Perspektiven der Cercarienforschung. Red. K. Odening. Parasitologische Schriftenreihe, 1971, Jena, 21 : 1—205. Паразитология, 6 (4) : 400—402.

Быховский Б. Е. 1937. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 1353—1383.

Демшин Н. И. 1968. Половозрелая трематода Hirudineatrema oschmarini sp. gen. et subfam. nov. — паразит пиявок. Сообщ. Дальневосточн. ФАН ССР, 26 : 41—45.

(Добровольский А. А.) Dobrovolskij A. A. 1965. Über die Einheitlichkeit des Bauplanes von Mirazidien der Überfamilie Plagiorchiidea. Angew. Parasitol., 6 (3) : 157—165.

Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л. : 3—410.

Гинецинская Т. А. и Добровольский А. А. 1963. Гликоген и жир на разных фазах жизненного цикла сосальщиков. Ч. II. Биологическое значение гликогена и жира. Вести. Ленингр. унив., 3 : 23—33.

Гинецинская Т. А., Машанский В. Ф. и Добровольский А. А. 1966. Ультраструктура и способ питания редий и спороцист (Trematodes). Докл. АН СССР, 166 (4) : 249—250.

Гинецинская Т. А., Пальм В., Беседина В. В. и Тимофеева Т. А. 1971. Накопление запасных питательных веществ в желточниках трематод и це-

---

[4] Не имея возможности перечислить всю цитированную в нашей статье литературу, ограничиваемся включением в список главным образом наиболее существенных и менее известных новых работ.

стод в зависимости от особенностей их размножения. Паразитология, 5 (2) : 147—154.

Котикова Е. А. 1967. Гистохимический метод выявления нервной системы у плоских червей. Паразитология. 1(1) : 79—81.

Краснодембский Е. Г. 1972. Железистые аппараты церкарий некоторых видов трематод. Вестн. Ленингр. унив., 21 : 21—30.

Краснолобова Т. А. 1964. О необходимости экспериментального изучения морфологической изменчивости трематод рода Prosthogonimus Lühe, 1899. Матер. научн. коорд. совещ. параз. пробл. Лит., Латв. и ЭстССР. Вильнюс : 41—43.

Краснолобова Т. А. 1971. Биологические особенности трематод рода Plagiorchis. Развитие трематоды P. laricola в окончательных хозяевах (часть II). В сб.: Теоретические вопросы общей гельминтологии. Тр. Гельминтол. лаб., 22 : 92—118.

Красов В. М. и Шишова-Касаточкина О. А. 1972. Физиология гельминтов. В кн.: Основы общей гельминтологии (Р. С. Шульц и Гвоздев Е. В.). М., 2 : 325—449.

Пальм В. 1967. Запасные питательные вещества — гликоген и жир — у гельминтов и зависимость их накопления от различных биологических и экологических факторов. Автореф. дисс., Л. : 1—16.

Панин В. Я. 1972. Обоснование нового подотряда трематод Dicrocoeliata subordo nova. Изв. АН Казах. ССР, сер. биол., 6 : 60—66.

Ромашов В. А. 1973. Эколого-географические исследования гельминтов речных бобров и система противогельминтозных мероприятий в бобровом хозяйстве СССР. Автореф. дисс., М. : 3—38.

Скрябин К. И. и Гушанская Л. Х. 1962—1963. Новая система крупных таксономических категорий класса Trematoda Rudolphi, 1808. Helminthologia, 4, 1—4 : 472—477.

Судариков В. Е. 1959—1974. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. В кн.: Трематоды животных и человека. Под ред. К. И. Скрябина. Изд. АН СССР, М., 16 : 219—631; 17 : 157—505; 18 : 453—696; 25 : 23—244.

Судариков В. Е. 1961. О диагностическом значении структуры оболочек цист и капсул метацеркариев трематод подотряда Strigeata. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 11 : 295—299.

Тимофеева Т. Н. 1963. Диагностическое значение некоторых признаков видов рода Plagiorchis Lühe, 1899. В сб.: Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. М. : 99—106.

Тимофеева Т. А. 1972. Морфология, биология и жизненные циклы двух представителей рода Aspidogaster Baer. (К вопросу о положении Aspidogastrea в системе плоских червей). Автореф. дисс., Л. : 1—17.

Чубрик Г. К. 1971. Морфология и функциональная изменчивость кишечного эпителия некоторых трематод. Тр. ВИГИС, 17 : 133—137.

Шигин А. А. 1965. К изучению жизненного цикла Diplostomum mergi Dubois, 1932 (Trematoda : Diplostomatidae) — нового возбудителя диплостоматоза рыб. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 15 : 203—205.

Шигин А. А. 1968. Систематический обзор метацеркариев рода Diplostomum — паразитов рыб дельты Волги и Рыбинского водохранилища. Тр. Астр. гос. зап., 2 : 275—324.

Шигин А. А. 1973. Церкария Diplostomum mergi Dubois, 1932 и некоторые вопросы таксономии церкарий рода Diplostomum (Trematoda: Diplostomatidae). В сб.: Проблемы общей и прикладной гельминтологии. Изд. Наука, М. : 163—169.

Шульц Р. С. и Гвоздев Е. В. 1970. Основы общей гельминтологии. Т. 1. М. : 5—492.

Шульц Р. С. и Гвоздев Е. В. 1973. Биологические основы патогенеза гельминтозов. Чтения памяти акад. Е. Н. Павловского. Алма-Ата : 3—58.

Baer J. G. et Joyeux Ch. 1961. Classe des Trematodes. (Trematoda Rudolphi). Traité de Zoologie, 4 : 561—692.

Bibby M. a. Ress G. 1971. The uptake of radio-active glucose in vivo and in vitro by the matacercaria of Diplostomum phoxini (Faust) and its conversion to glycogen. Ztschr. Parasitenk., 37(3) : 187—197.

Burton P. 1962. In vitro uptake of radioglucose by a frog lung—fluke and correlation with the histochemical identification of glycogen. J. Parasitol., 48, 6 : 874—882.

Carlisle D. S. 1967. Ultrastructure of the ceca of the digenetic trematodes Gorgodera amplicava and Haematoloechus medioplexus. J. Parasitol., 53 (6) : 1173—1185.

Cheng Th. C. 1963. Biochemical requirements of larval trematodes. Ann. N. J. Acad. Sci., 113 : 289—321.

Cheng Th. C. a. Snyder R. W. 1962. Studies on host-parasite relationships between larval Trematodes and their hosts. I. A Review. II. The utilization of the hosts glycogen by the intramolluscan larvae of Glypthelurius pennsylvaniensis Cheng and associated phenomena. Trans. Amer. Micr. Soc., 81 (3) : 209—288.

Cheng Th. C. a. Snyder R. W. 1963. Studies on host-parasite relationships between larval Trematodes and their hosts. IV — A histochemical determination of glucose and its role in the metabolism of molluscan host and parasite. Trans. Amer. Micr. Soc., 82 (3) : 343—346.

Dawes B. 1962. A nistological study of the caecal epithelium of Fasciola hepatica L. Parasitol., 52 : 483—493.

Dixon R. E. 1965. The structure and histochemistry of the cyst wall of the metacercaria of Fasciola hepatica L. Parasitol., 55 : 215—226.

Dönges J. 1973. Das Miracidium von Isthmiophora melis (Schrank, 1788) (Echinostomatidae). Ökologie und Morphologie. Ztschr. Parasitenk., 41 : 215—230.

Dubois G. 1929. Les cercaires de la Région de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat., 53 : 1—177.

Erasmus D. A. 1969. Studies on the host-parasite interface of strigeoid Trematodes. IV. The ultrastructure of the lappets of Apatemon gracilis minor Yamaguti, 1933. Parasitol., 59 : 193—201.

Faust E. C. 1932. The excretory system as a method of classification of digenetic Trematodes. Quart. Rev. Biol., 7 : 458—468.

Freeman R. F. H. a. Llewellyn I. 1958. An adult digenetic trematode from an invertebrate host: Proctoeces subtenuis (Linton) from the lamellibranch Scrobicularia plana (da Costa). Journ. Marine Biol. Ass., 37, 2 : 435—459.

Halton D. W. 1967. Studies on glycogen deposition in trematoda. Compar. Biochem. and Physiol., 23 (1) : 113—120.

Heyneman D. 1960. On the origin of complex life cycles in digenetic flukes. Libro Hamenaje al. dr. Eduardo Caballero Jubileo 1930—1960, Mexico : 133—152.

James B. L. 1965. The effects of parasitism by larval Digenea on the digestive gland of the intertidal prosobranch, Littorina saxatilis (Olivi) subsp. tenebrosa (Montagu). Parasitol., 55 (1) : 93—115.

Køie M. 1971a. On the histochemistery and ultrastructure of the redia of Neophasis lageniformis (Lebour, 1910). (Trematoda, Acanthocolpidae). Ophelia, 9 (1) : 113—143.

Køie M. 1971b. On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of Zoogonoides viviparus in the first intermediate host. Ophelia, 9 (1) : 165—207.

Køie M. 1973. The host-parasite interface and associated structures of the cercaria and adult Neophasis lageniformis (Lebour, 1910). Ophelia, 12 : 205—219.

Kruidenier F. J. 1953. Studies on formation and function of mucoid glands in cercariae: Opistorchoid cercariae. J. Parasitol., 39 (4) : 385—391.

LaRue G. R. 1957. The Clasification of Digenetic Trematoda: A review and a new System. Exp. Parasitol., 6 : 306—349.

Margolis L. 1971. Polychaetes as intermediate hosts of helminth parasites of vertebrates: a review. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28 : 1385—1932.

Meuleman E. 1972. Host-parasite interrelationships between the freshwater pulmonate Biomphalaria pfeifferi and the Trematode Schistosoma mansoni. Netherlands Journal of zoology. 22 (4) : 355—427.

Moore M. N. a. Halton D. W. 1973. Histochemical changes in the digestive gland of Lymnaea truncatula infected with Fasciola hepatica. Ztschr. Parasitenk., 43 (1) : 1—16.

Muftic M. 1969. Metamorphosis of Miracidia into Cercariae of Schistosoma mansoni in vitro. Parasitol., 59(2) : 365—371.

Odening K. 1960. Zur Grosseinteilung der digenetischen Trematoden. Ztschr. Parasitenk., 20 (2) : 170—174.

Para J., Lewert R. a. Özcel M. A. 1970. Schistosoma mansoni: distribution of 14 c in isotopically labeled cercariae and its loss during early infection. Exp. Parasitol., 27 (2) : 273—280.

Pearson J. C. 1972. A phylogeny of life-cycle patterns of the Digenea. Advances in Parasitology, 10 : 153—189.

Pond G. S. a. Cable R. M. 1966. Fine structure of photoreceptors in three types of ocellate Cercariae. J. Parasitol., 52 (3) : 483—493.

Powell E. C. 1973. Studies on the excretory «Bladder» and caudal ducts of the supposed anepitheliocystid cercariae of Schistosoma mansoni. Ztschr. Parasitenk., 43 (1) : 43—52.

Rees F. G. 1966. Light and electron microscope studies of the rediae of Parorchis acanthus Nicoll. Parasitol., 56, 3 : 589—602.

Richards R. J. 1969. Qualitative and quantitative estimations of the free amino acids in the healthy and parasitized digestive gland and gonad of Littorina saxatilis tenebrosa (Mont.) and in the daughter sporocysts of Microphallus pygmaeus (Levinsen, 1881) and M. similis (Jägersk., 1900) — Compar. Biochem. and Physiol., 31 (4) : 655—665.

Richard J. 1971. La chetotaxie des cercaires. Valeur systématique et phyletique. Mem. Mus. Nat. d'hist. Nat., ser. A Zool., 67 : 1—177.

Rohde R. 1973. Structure and development of Lobatostoma manteri sp. nov. (Trematoda : Aspidogastrea) from the Great Barrier Reef, Australia. Parasitol., 66 : 63—83.

Smith J. D. 1966. The Physiology of Trematodes. Edinburgh and London : 1—256.

Stirewalt M. a. Walters M. 1973. Schistosoma mansoni: histochemical analysis of the postacetabular gland secretion of cercariae. Exp. Parasitol., 33 (1) : 56—72.

Stunkard H. W. 1946. Interrelationships and taxonomy of the digenetic trematodes. Biol. Rew. Cambr. phil. Soc., 21 : 148—158.

Thomas J. a. Pascoe D. 1973. The digestion of exogenous carbohydrate by the daughter sporocyst of Cercaria linearis Lespes, 1857 and Cercaria stunkardi Palombi, 1938, in vitro. Ztschr. Parasitenk., 43 (1) : 17—23.

Threadgold L. F. 1963. The tegument and associated structures of Fasciola hepatica. Quart. Journ. Micr. Sci., 104 (4) : 505—512.

Threadgold L. F. a. Irwin S. W. B. 1970. Electron microscope studies of Fasciola hepatica. IX. The fine structure of Mehlis gland. Ztschr. Parasitenk., 35 : 16—30.

Travassos L., Teixeira de Freitas J. a. Kohn A. 1969. Trematodeos do Brasil. Mem. Inst. Osw. Czuz, 67 : 1—886.

Yamaguti. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of Vertebrates. Tokyo, 1 : 1—1074, 2 : 1—350.

Zdarska Z. 1970. The gland cells of the cercaria of Notocotylus attenuatus (Rud., 1809) and the cyst wall of its adolescaria. Folia parasitol., 17 (1) : 31—48.

Zdarska L. 1971. The cystogenic gland cells of the cercaria of Philophthalmus sp. Folia parasitol., 18 (2) : 119—125.

THE CURRENT STATE OF KNOWLEDGE OF TREMATODA AND MAIN AIMS OF THEIR INVESTIGATION

I. E. Bychovskaya-Pavlovskaya and T. A. Ginetzinskaya

SUMMARY

The paper deals with the current state of knowledge of Trematoda, trends and aims of further investigations. Up to now the classification system of trematodes has been unsatisfactory though for several large groups it is elaborated with due regard to the biology and ecology of these worms. The main deficiency of the present-day taxonomy of trematodes consists in the existence of two separate classifications, for adult worms and for their larvae (cercariae). Among the existing systems the classification suggested by Odening (1960—1963) is of the greatest interest. We do not agree with his division of the class into three subclasses (including Aspidogastrea) and Diginea into two subclasses, «Sporocystoinei» and «Redioinei», but follow the composition of orders established by him. Great difficulties arise in establishing the characters, taxonomic criteria of trematodes. However, a number of characters can be suggested for differentiation of species and genera at various developmental stages. Deficiency in the taxonomy of these worms is due to a wrong evaluation of their characters and to the lack of common collection and treatment techniques. On describing species one should proceed, if possible, from the whole complex of morphological and biological peculiarities of different ontogenetic stages of the forms under study. A study of the ultrafine structure, hysto- and biochemistry of trematodes will enable us to associate better the morphology and the function of organs and to go deeper into the functional morphology and functional biochemistry. The main task of further investigations is closely connected with the elaboration of a natural system of Trematoda, a study of diverse and deep interrelations in the «parasite-host» system and with the development of scientific methods of control of pathogenic species on the biological basis.